第 37 卷第 7 期 2017 年 4 月 | 生态学报 ACTA ECOLOGICA SINICA | Vol.37,No.7 Apr.,2017

DOI: 10.5846/stxb201511192344
李巧玲,曾辉.美国南卡罗来纳州森林湿地十种典型植物凋落叶的分解特征.生态学报,2017,37(7):2342-2351.
Li Q L, Zeng H.Leaf litter decomposition of ten plant species in a forested wetland in South Carolina, USA.Acta Ecologica Sinica,2017,37(7):2342-2351.

美国南卡罗来纳州森林湿地十种典型植物凋落叶的分解特征

李巧玲[1],曾　辉[1,2,*]

1 北京大学深圳研究生院, 深圳　518055
2 北京大学城市与环境学院, 北京　100871

摘要:凋落叶分解是控制森林湿地物质循环的重要生态过程,是全球 C、N 等元素循环的重要一部分。以美国南卡罗来纳州 10 种典型植物的凋落叶为研究对象,通过 2a 的分解实验测定分解阶段凋落叶的生物量残留率、分解速率常数 k 和 C、N 残留百分比,探讨初始凋落叶化学性质对分解速率常数 k 的影响。结果表明:(1)十种凋落叶生物量在两年内降解至初始的14.5%—66.2%,种间差异可达 4 倍以上;分解速率常数 k 在 0.26—1.64 a^{-1}之间,针叶分解速率<阔叶分解速率;(2)分解速率常数 k 与初始凋落叶酸溶性组分(AS)极显著正相关($P<0.001$),与初始 C 含量、酸不溶组分(AIF)和 AIF/N 比均显著负相关($P<0.05$);(3)凋落叶 C 残留百分比持续下降至 10.2%—66.1%,而 N 残留百分比因物种与分解阶段不同呈现不同变化规律。结果表明,森林湿地中凋落叶初始 C 组分差异是其分解速率的种间极大差异的主要原因,评估森林湿地的 C、N 循环应充分考虑种间差异。

关键词:森林湿地;凋落叶;分解速率常数;初始碳组分;C、N 元素

Leaf litter decomposition of ten plant species in a forested wetland in South Carolina, USA

Li Qiaoling[1], Zeng Hui[1,2,*]

1 *Peking University Shenzhen Graduate School*, *Shenzhen* 518055, *China*
2 *College of Urban and Environmental Sciences*, *Peking University*, *Beijing* 100871, *China*

Abstract: Forested wetland is a critical transition zone between terrestrial and aquatic ecosystems. The zone is characterized by high productivity and an active biogeochemical cycle, and it likely exhibits carbon (C) and nitrogen (N) turnover rates that are different from those of non-flooding upland forests. Furthermore, leaf litter decomposition is a vital ecological process that controls C and N cycling in forested wetlands. However, because most litter decomposition studies have focused on non-flooding forests, less is known about the C and N dynamics during litter decomposition in mixed forested wetlands. In the present study, a two-year litter decomposition experiment was performed in a representative freshwater forested wetland in Georgetown, South Carolina, USA for the leaf litters of 10 local plant species: *Nyssa aquatica*, *Acer rubrum*, *Asimina triloba*, *Celtis occidentalis*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Liquidambar styraciflua*, *Pinus palustris*, *Platanus occidentalis*, *Taxodium distichum*, and *Ulmus americana*. The C and N contents of the initial and decomposed litter samples were measured, and the initial litter samples were also measured for their chemical composition, including extractives, acid soluble, acid insoluble, and ash fractions. Percentages of remaining biomass, C, and N and the decomposition rate constant (k) were also calculated and linked to the initial mass and C and N contents, as well as to each litter′s initial chemical

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31321061)
收稿日期:2015-11-19;　**网络出版日期**:2016-08-30

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zengh@pkusz.edu.cn

composition. The results showed that after two years of decomposition, the percentage of remaining biomass varied largely across species and accounted for from 14.5% to 66.2% of the initial biomass (up to 4-times difference across species). Meanwhile, k ranged from 0.26 a^{-1} for *P. palustris* to 1.64 a^{-1} for *A. triloba* and was greater for broadleaf litter than coniferous litter. In addition, k was also positively correlated with initial acid soluble fraction (AS) of the litter and negatively correlated with initial C content, acid insoluble fraction (AIF), and AIF/N, which indicated that the initial chemistry of litter was a key factor in determining decomposition rate. Similarly, the remaining C content gradually decreased to 10.2%—66.1% of the initial C content, with the greatest loss in *A. triloba* and the lowest in *P. palustris*. In contrast, the N content was either immobilized or mineralized during the decomposition process, depending on plant species and decomposition stage. For example, the N content of *N. aquatica*, *P. occidentalis*, and *P. palustris* was immobilized during early decomposition and was released at later stages. However, N was consistently immobilized in the litter samples of *U. americana* and *A. rubrum* and was consistently released from the litter samples of *A. triloba*, *C. occidentalis*, *F. pennsylvanica*, *L. styraciflua*, and *T. distichum*. Thus, the present study demonstrated that, similar to the litter decomposition of non-flooding forests, initial litter chemistry could explain the large variation observed in the decomposition rates of different plant species at individual sites. In addition, there are also large differences in the C and N dynamics during the decomposition of litter from plant species. Accordingly, our study highlights the importance of fully considering inter-species differences when evaluating the C and N cycling of forested wetlands.

Key Words: forested wetland; leaf litter; decomposition rate constant; initial carbon fractions; C and N

森林湿地是陆生生态系统和水生生态系统之间的过渡带[1],由于其地表长期或季节性处于过湿或积水状态,与非森林湿地相比,具有更高生产力、更活跃的元素循环和生物地球化学循环[2]。凋落叶的分解使营养元素从凋落叶回归土壤,决定着植物对营养元素的可得到性[3]和土壤有机质的形成[4],影响湿地生态系统作为元素库的营养元素循环功能[5]和全球 C、N 等元素的循环,是生态系统物质循环和能量流通的重要环节[6]。

湿地和非湿地森林生态系统中凋落叶的分解由 3 个因素共同决定:化学因素即凋落物的化学组成、物理因素即气候和环境条件、生物因素如参与分解的微生物和无脊椎动物等[7]。其中,凋落叶的初始化学组成是控制分解速率和分解模式的关键因素[8-9]。研究表明:初始化学性质指标如木质素含量[10]、初始元素浓度尤其是 N、P 元素浓度[3, 11]、C/N 比[11-13]、N/P 比[14]、木质素/N[15]、初始 C 组分中非极性提取物、水溶性组分和酸溶性组分等[16-18]与分解速率有显著相关关系。与非森林湿地不同的是,水文条件是湿地生态系统环境条件中最重要的因素,它控制着有机质的产生和转变过程[19]。季节性湿润的水文状况促进凋落叶中化学物质溶解和元素的释放、提供异养微生物分解所需的水分[20-21],导致同等条件下,森林湿地的凋落叶分解速率比非森林湿地高[3]。目前大部分凋落叶分解实验在非森林湿地进行,对陆地生态系统中凋落叶的分解特征和机制的了解较为深入,但是对森林湿地凋落叶分解的机制和特征研究较少,探索森林湿地凋落叶的分解过程对了解森林湿地生物地球化学循环具有重要意义。

Hobcaw Barony 自然保护区位于南卡罗来纳州乔治敦县以东 6 km 的区域,受人类活动的干扰少[22]。从 20 世纪 80 年代开始成为浅滩鸟类聚居地,有南卡罗来纳州最大的鸟类集群,是鸟类的重要保护地[23],此外也是野生昆虫和水生生物重要栖息地[24-25],对维持生物多样性发挥着重要作用。同时该自然保护区也是研究淡水森林沼泽(swamp),潮汐森林沼泽(tidal swamp)和滨海盐沼湿地(salt marsh)元素循环的一个典型区域[26-29]。本文选取 Hobcaw Barony 自然保护区中的 Pate 淡水森林湿地作为研究样地,分析该样地内十种典型植物凋落叶的分解特征和种间差异,为深入了解森林湿地的凋落叶分解过程、种间分解差异的成因提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

凋落叶分解实验在 Hobcaw Barony 自然保护区(70.8 km^2)北部的季节性淡水湿地 Pate 样地进行(2.83 km^2)。Hobcaw Barony 自然保护区位于美国东南海岸南卡罗来纳州乔治敦县内(Georgetown,South Carolina),Winyah bay(美国东岸第三大流域入海口)以北,地理坐标 79°12′33.37″W,33°22′2.88″N,海拔 20—25 m,具有典型的亚热带气候带"冬暖夏热"的气候特点;年平均降水量为 1312 mm,1 月最低温度为-2.5 ℃,7 月最高温度为 30 ℃[29]。Pate 样地由克莱姆森大学与 Wallace F. Pate 环境研究与教育基金共同管理,是美国东南部典型的季节性针阔叶混合森林湿地。该样地中低洼地主要植物群落以落羽杉属(Taxodium spp.)和蓝果树属(Nyssa spp.)的乔木种为主,包含美国水松(bald cypress;*Taxodium distichum*),水紫树(water tupelo;*Nyssa aquatica*),红花槭(red maple;*Acer rubrum*),洋白蜡(green ash;*Fraxinus pennsylvanica*),北美枫香(sweetgum;*Liquidambar styraciflua*)等。周围过渡地区和旱地包括松属(Pinus spp.),栎属(Quercus spp.),槭属(Acer spp.),榆属(Ulmus spp.)等乔木。样地内水位有季节性波动变化,冬季后期处于高水位状态,夏季至秋末处于低水位状态,通常情况下水位高于土壤表面 50 cm,但严重旱季期水位降至低于地表 1 m 以下[30]。

1.2 实验材料

本研究收集研究区内 10 种典型植物的凋落叶作为研究对象,包括水紫树(water tupelo,*Nyssa aquatica* L.),红花槭(red maple,*Acer rubrum* L.),泡泡树(pawpaw,*Asimina triloba* (L.) Dunal),美洲朴(hackberry,*Celtis occidentalis* L.),洋白蜡(green ash,*Fraxinus pennsylvanica* Mill.),北美枫香(sweetgum,*Liquidambar styraciflua* Mill.),长叶松(longleaf pine,*Pinus palustris* Mill.),美国梧桐(sycamore,*Platanus occidentalis* L.),美国水松(bald cypress,*Taxodium distichum* (L.) Rich.)以及美国榆(American elm,*Ulmus americana* L.)。其中长叶松,美国水松,水紫树的凋落叶在研究样地收集,而其他树种的凋落叶由于在原生样地难以采集足够数量,则在离样地西北方向约 150km 的南卡罗来纳州 Congaree 国家森林湿地公园中类似的生境中收集得到。所有凋落叶均使用悬空的收集网收集,凋落叶在 1 个月内转移到实验室进行处理。预实验比较 Congaree 国家森林湿地公园中与 Pate 样地中的同种凋落叶并没有显著的化学性质差异。

1.3 实验方法

1.3.1 实验设计

把凋落叶并按物种分离后,剪掉叶柄置于 50 ℃烘箱(德国 Memmert,Beschickung Loading Modell 100—800)里烘干 72 h。使用 15 个 20 cm × 15 cm 尼龙分解袋(孔径 0.15 mm)分装每种凋落叶,每袋称入约 3.00 g 干燥后的凋落叶。2011 年 11 月 25 日把分解袋放置在 Hobcaw Barony 自然保护区(70.8 km^2)北部的季节性淡水湿地 Pate 样地凋落物表层,并使用钢丝固定分解袋位置。于 30d、61d、194d、370d、735d 后收集得每种植物叶片样品各 3 袋,用低温超纯水(4 ℃)洗净表面的泥沙,把凋落叶放置于 50 ℃烘箱烘 72 h,称重并记录结果。

1.3.2 样品处理

预处理:用植物研磨仪(德国 Retsch,ZM 200)研磨干燥后的样品并过 200 目尼龙筛;

C、N 元素测定:用 CHN 元素分析仪(德国 Elementar,vario EL cube)测定不同分解阶段样品的 C、H、N 元素含量;

灰分测定:准确称量 20.0 mg 样品置于马弗炉(德国 Nabertherm,LE 6/11/B150)中 575 ℃烧 4 h,测得各样品的灰分含量百分比,用于计算样品的生物量;

C 组分测定:采用 Ryan 等[31]的方法,改良实验用的材料,将定性滤纸换成 PATE 0.45 μm 的滤膜,测得初始样品的 3 种初始 C 组分的含量(可提取物,记为 extractives;酸可溶组分,记为 acid soluble fraction, 或 *AS*;酸不溶组分,记为 acid insoluble fraction,或 AIF)。具体步骤为:称取经研磨过筛的干燥样品 30 mg 左右,记为 m_0;常温下用氯仿甲醇提取 3 h 后过滤,105℃烘干 24 h,干燥容器内冷却至常温,称重记为 m_1;用 72%的硫酸

常温下处理经氯仿甲醇提取并烘干过的样品,过滤,并用 95 ℃超纯水冲洗滤渣至 pH=7,105 ℃烘干 24 h,干燥容器内冷却至常温,称得剩余残渣的重量 m_2;剩余残渣置于马弗炉中 550 ℃烧灰 4 h,冷却至常温称得灰分重量 m_3。各初始 C 组分计算公式如下[31]:

$$\text{Extractives} = \frac{m_0 - m_1}{m_0 - m_3} \times 100\%$$

$$AS = \frac{m_1 - m_2}{m_0 - m_3} \times 100\%$$

$$\text{AIF} = \frac{m_2 - m_3}{m_0 - m_3} \times 100\%$$

1.3.3　数据分析

分解速率常数(k)、生物量分解 50%所需时间、生物量分解 95%所需时间可通过以下公式进行计算,k:$W_t/W_0 = e^{-kt}$,$T_{1/2} = 0.693/k$,$T_{95} = 3/k$ 。

W_0 代表凋落物的初始质量,W_t 代表某段时间凋落物的质量,t 是凋落物的分解时间;$T_{1/2}$ 表示生物量分解 50%所需要的时间;T_{95} 表示生物量分解 95%所需要的时间[32]。

$$\text{C(N)残留百分比(\%)} = \frac{\text{某分解阶段凋落叶中 C(N)元素质量}}{\text{初始凋落叶中 C(N)元素质量}} \times 100\%$$

本研究用方差分析和 S-N-K 法对凋落叶生物量残留率进行多重比较;用一元线性回归和相关分析探讨分解速率常数与凋落叶初始化学性质指标的相关关系,用 SigmaPlot 作图。

2　结果

2.1　凋落叶生物量残留率

10 种凋落叶的生物量残留率(排除了灰分)如图 1 所示。10 种凋落物的生物量残留率变化规律一致,均表现为生物量随着时间的推移而减少。经过 2a 的分解后,凋落叶的残留率由小到大依次为:泡泡树(14.5%)≈美洲朴(17.3%)< 红花槭(29.0%)≈水紫树(37.6%)< 美国榆(55.7%)≈北美枫香(56.8%)≈美国水松(59.7%)≈美国梧桐(62.4%)≈洋白蜡(62.5%)≈长叶松(66.2%;表 1)。

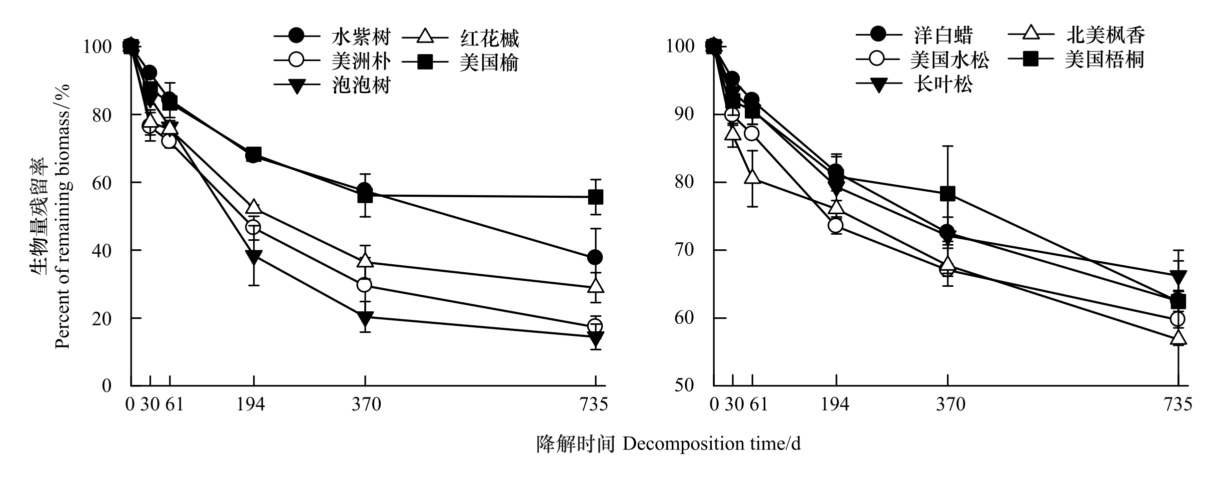


图 1　10 种凋落叶分解过程中生物量残留率的动态变化图

Fig.1　Percent of remaining biomass at different decomposition stages for 10 foliar litters

2.2　凋落叶分解速率

根据 Olson 建立的凋落物分解指数衰减模型[32]对 10 种凋落叶的分解速率进行模拟,拟合的各凋落叶的分解速率常数见表 1。分解速率常数 k 越大,对应凋落叶分解速率越大,分解 50%和 95%的生物量所需时间

越短。10 种凋落叶的 k 值差异较大,在 0.26—1.64a^{-1}范围内;分解 50%和 95%的生物量所需时间由短至长为:泡泡树 < 美洲朴 < 红花槭 < 水紫树 < 美国榆 < 北美枫香 < 美国水松 < 洋白蜡 < 长叶松 ≈美国梧桐。这一结果与 2 年后凋落叶的生物量残留率大小顺序相比,除洋白蜡的相对大小顺序有变化外,其他植物的相对大小顺序保持不变。

表 1 10 种凋落叶生物量残留率、分解速率常数 k 的多重比较表

Table 1 Comparison of the percent of remaining biomass, decomposition rate constants, $T_{1/2}$, and T_{95} of 10 foliar litters

物种 Species	生物量残留率/% Percent of remaining biomass	k /a^{-1}	r^2	$T_{1/2}$/a	T_{95}/a
洋白蜡 *Fraxinus pennsylvanica*	62.50±3.96a	0.28	0.92	2.51	10.87
美国水松 *Taxodium distichum*	59.70±3.72a	0.34	0.73	2.06	8.93
水紫树 *Nyssa aquatica*	37.59±8.77b	0.57	0.95	1.23	5.32
美国榆 *Ulmus americana*	55.66±5.16a	0.44	0.66	1.56	6.76
美洲朴 *Celtis occidentalis*	17.29±3.28c	1.38	0.93	0.50	2.17
泡泡树 *Asimina triloba*	14.46±3.74c	1.64	0.98	0.42	1.83
长叶松 *Pinus palustris*	66.25±2.19a	0.26	0.79	2.63	11.36
红花槭 *Acer rubrum*	28.95±4.42b	1.02	0.85	0.68	2.94
北美枫香 *Liquidambar styraciflua*	56.84±13.14a	0.36	0.64	1.93	8.33
美国梧桐 *Platanus occidentalis*	62.43±1.47a	0.26	0.87	2.63	11.36

k:分解速率常数;$T_{1/2}$:凋落叶分解一半初始生物量所需的时间,T_{95}:凋落叶分解 95%的初始生物量所需的时间:$T_{1/2} = 0.693/k$;$T_{95} = 3/k$;表中生物量残留率不同的小写字母表示种间有显著差异;S-N-K 检验的显著性水平是 0.05

2.3 凋落叶初始化学组成

10 种凋落叶的初始 C 组分为(表 2):可提取物在 0.1%—14.8%范围内,酸溶性组分在 48.0%—73.1%范围内,酸不溶组分在 22.2%—51.6%范围内。分解速率常数 k 与初始 C 组分的关系如图 2:分解速率常数 k 与初始酸溶性组分极显著正相关($P<0.01$),与酸不溶组分极显著负相关($P<0.01$),与可提取物不相关($P>0.05$)。分解速率常数 k 与初始 C、N 元素含量的关系如图 3:分解速率常数 k 与初始 C 含量、初始 AIF/N 显著负相关($P<0.05$),与初始 N 元素含量、C/N 比、初始灰分含量无显著相关性。

表 2 10 种凋落叶的初始 C 组分、C、N 及灰分含量、C/N 和 AIF/N

Table 2 Initial carbon fractions, C, N, ash content, C/N and AIF/N ratio of 10 foliar litters

物种 Species	初始可提取物 Initial extractives/%	初始酸溶性组分 Initial AS/%	初始酸不溶组分 Initial AIF/%	初始 C 含量 Iinitial C/%	初始 N 含量 Initial N/%	初始 C/N Initial C/N	初始灰分 Initial ash/%	初始 AIF/N Initial AIF/N
洋白蜡 *Fraxinus pennsylvanica*	1.3	58.4	40.3	48.8	1.6	29.7	7.0	24.6
水紫树 *Nyssa aquatica*	14.8	62.4	22.7	47.2	0.9	53.2	5.6	25.6
泡泡树 *Asimina triloba*	5.3	72.5	22.2	44.1	1.3	34.4	11.3	17.3
美洲朴 *Celtis occidentalis*	3.1	73.1	23.8	35.6	1.3	28.3	28.0	18.9
长叶松 *Pinus palustris*	6.9	51.2	41.9	50.0	0.6	80.4	2.4	67.3
红花槭 *Acer rubrum*	6.6	66.8	26.6	46.4	1.3	34.9	8.0	20.0
北美枫香 *Liquidambar styraciflua*	5.8	61.1	33.1	46.2	0.7	69.2	8.6	49.6
美国梧桐 *Platanus occidentalis*	0.5	48.0	51.6	47.8	1.2	39.8	6.1	42.9
美国水松 *Taxodium distichum*	0.1	53.6	47.3	49.3	1.4	36.4	3.5	34.9
美国榆 *Ulmus americana*	3.2	60.9	36.0	41.8	1.0	42.6	16.8	36.6

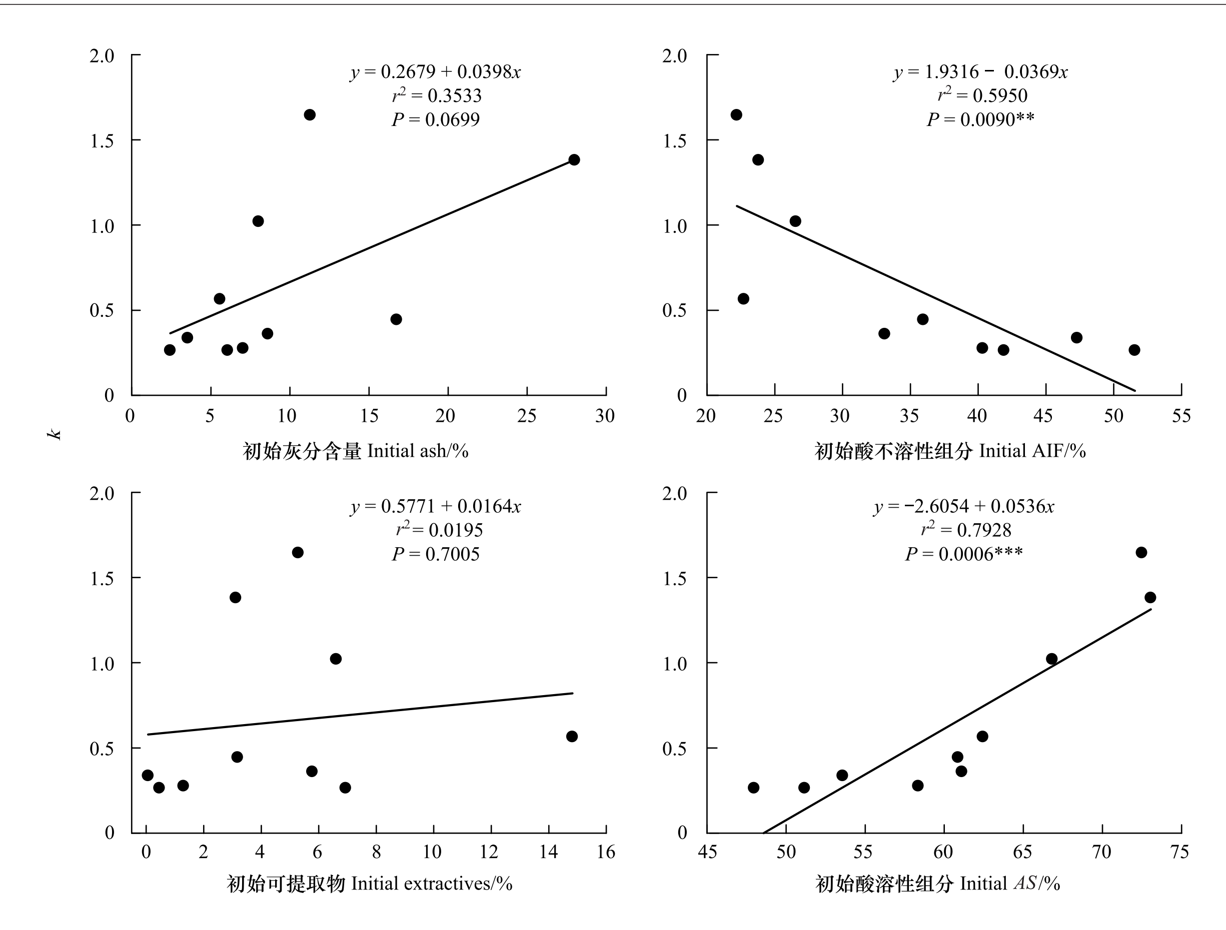


图 2　分解速率常数与初始灰分和 C 组分的回归图

Fig.2　Relationship between initial ash, carbon fractions and decomposition rate constant using simple linear regression

2.4　C、N 残留百分比动态及 C/N 比

不同植物的 C、N 残留百分比动态存在差异,但 C 残留百分比和 C/N 比变化有类似的规律(图 4)。所有植物的 C 残留百分比在经过两年的分解后均降低,其中,泡泡树的 C 残留百分比下降最多,最终的 C 残留百分比降低至 10.2%;长叶松的 C 残留百分比下降最少,最终的 C 残留百分比高达 66.1%。C 残留百分比有相同的变化规律:在分解的前一个月,C 残留百分比急剧降低,在第 2 个月内降低速率减缓,从分解的第 3 个月到第 24 个月内,除美国榆在最后 12 个月内 C 残留百分比降低量很小之外,其余九种凋落叶的 C 残留百分比均大幅度降低。C 残留百分比的降低规律说明 10 种凋落叶的 C 残留量在分解过程中一致降低。

分解两年后,不同植物的 N 残留百分比有差异,在 20%—142%范围内(图 4)。其中,北美枫香和美国榆的 N 残留百分比大于 100%,分解两年后的 N 含量较初始 N 含量有所增加;泡泡树、美洲朴、长叶松、红花槭和美国水松的 N 残留百分比小于 100%,分解两年后的 N 含量低于初始 N 含量;美国梧桐、洋白蜡和水紫树的 N 残留百分比在 100%附近,分解两年后的 N 含量与初始 N 含量接近。在分解过程中,N 残留百分比呈现“先增加,后降低”、“持续降低”和“持续增加”的变化规律,说明 N 元素呈现“先固持,后释放”、“持续释放”、“持续固持”3 种模式。其中,水紫树、美国梧桐、长叶松的 N 元素“先固持,后释放”,美国榆和北美枫香的 N 元素则“持续固持”,红花槭、美洲朴、美国水松、泡泡树和洋白蜡的 N 元素“持续释放”。

10 种凋落叶的 C/N 比值在 16—118 范围内,分解两年后的 C/N 比较初始 C/N 比有所降低。在整个分解过程中,长叶松和北美枫香的 C/N 比始终高于其他八种植物凋落叶。C/N 比变化规律呈现出一致性:除长叶松的 C/N 比“先增加,后降低”外,其他植物凋落叶的 C/N 在分解期内持续降低,最终 C/N 比在 20—40 范围内。

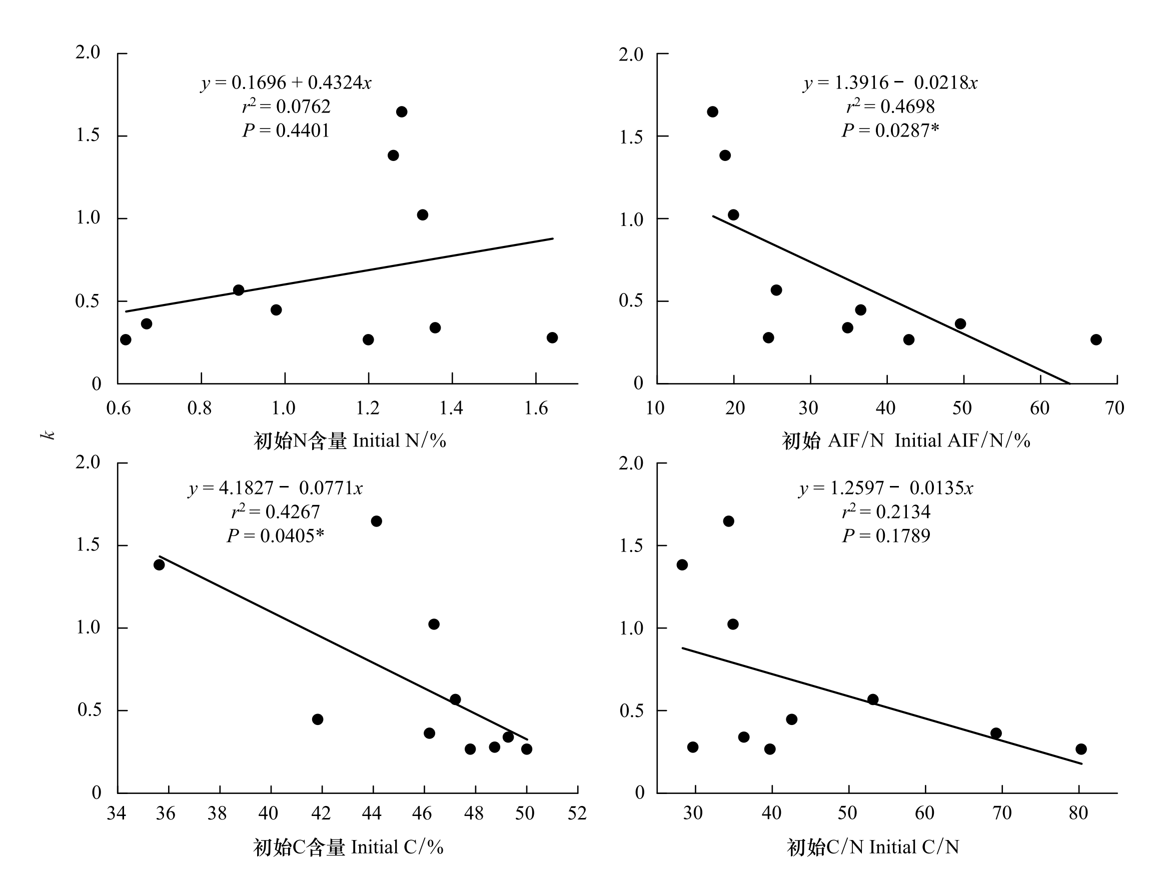


图 3 分解速率常数与初始 C、N 元素指标的回归图

Fig.3 Relationship between initial C, N indicators and decomposition rate constant using simple linear regression

3 讨论

3.1 凋落叶分解速率规律及成因

此前的研究表明:裸子植物的针叶比被子植物的阔叶分解慢[33-34],常绿树的叶片比落叶树的叶片分解慢[33]。本研究中,裸子、常绿植物长叶松针叶的分解速率常数为 $k=0.26a^{-1}$,小于除美国梧桐以外的其他 8 种被子、阔叶植物,进一步验证了在森林湿地这一分解速率差异规律仍然成立。这一分解速率差异与凋落叶的理化性质有关:阔叶树种可溶性组分含量高,在森林湿地由于长期水淹,分解速率较快;而针叶树由于叶面积较小、叶片抗张强度大[35]、木栓层、角质层和蜡质层含量高[36]等因素,淋溶作用不明显,分解主要依靠微生物作用,分解速率较慢。但是,有研究表明:阔叶树和针叶树凋落叶的分解速率差异仅存在于分解开始的 1—3a,之后两者的分解速率接近[8],这或许与凋落叶的阶段性分解特征有关。

初始化学组成是控制凋落叶分解速率的重要因子[3]。本研究发现:分解速率常数 k 与初始 AIF/N 和初始 AIF 含量负相关,这一研究结果与 Bray 等人在陆地生态系统做的研究结论一致[16],说明初始 AIF/N、初始 AIF 含量与分解速率的负相关性不受植物物种和生态系统类型的影响。本研究中,分解速率常数 k 与初始 C 含量负相关的研究结果与 Barbhuiya 等人在亚热带常绿森林[11]、Shaw 等人在亚高山草甸[15]的研究结果相同,进一步阐明初始 C 含量高不利于凋落叶的分解。

一些研究者认为,凋落叶的初始 N 浓度和 C/N 比能显著影响凋落物分解速率[11, 37]。我国多种森林凋落物分解速率均与凋落物初始 N 浓度显著正相关[38],且 C/N 比能解释 70.2%的分解速率差异[39]。但本研究中,森林湿地 10 种凋落叶的分解速率与初始 N 含量和 C/N 比并无相关性,这与森林湿地的高生产力有关。分解初期,N 是微生物繁殖不可缺少的元素,丰富的 N 含量促进微生物的繁殖和生命活动,加速凋落物分

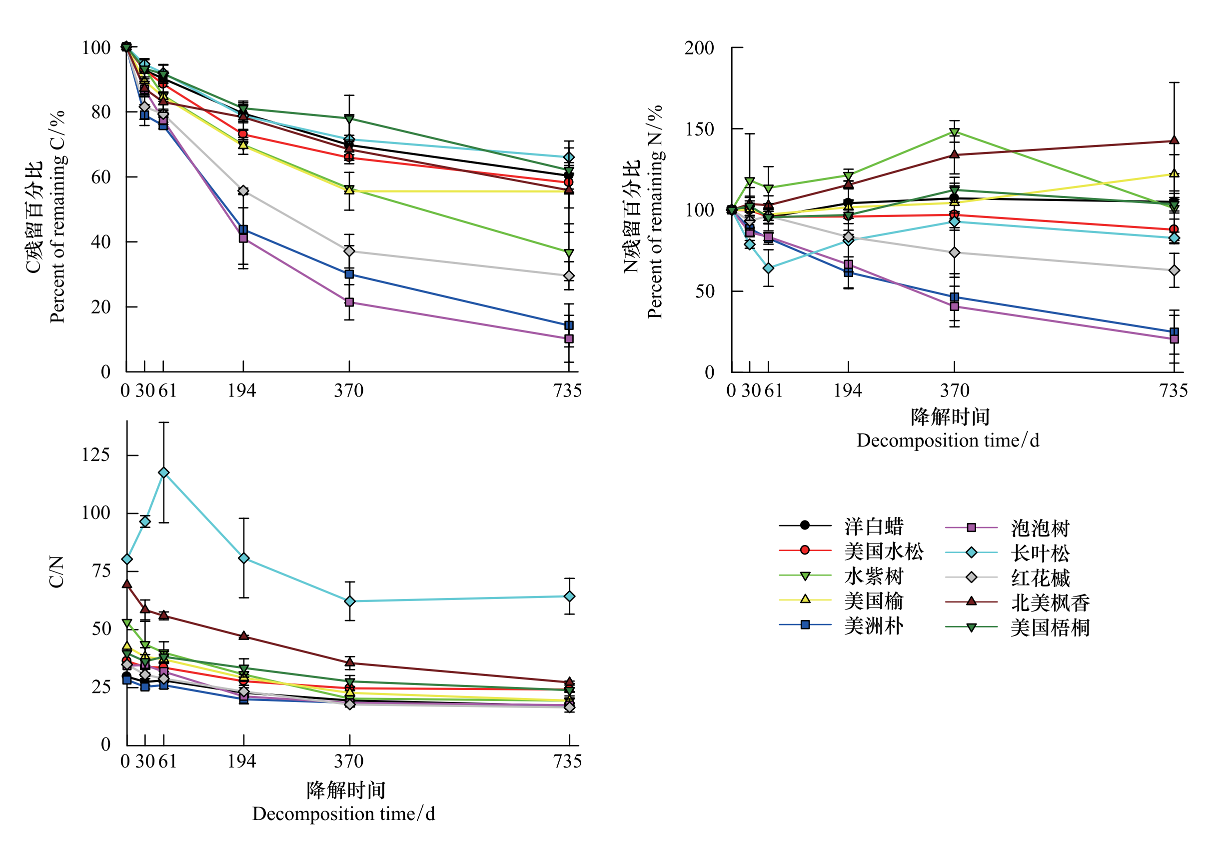


图 4　10 种凋落叶的 C、N 残留百分比和 C/N 比动态图

Fig.4　Percent of remaining C, N and C/N ratio at different decomposition stages

解[40],因而初始 N 浓度高有利于凋落物分解;但森林湿地中地表和土壤中的 N 含量较陆地系统高,已经能满足微生物繁殖和分解的 N 需求,因而初始凋落叶中的 N 含量对分解速率的影响并不显著。

凋落物初始 C 组分对分解速率的影响与 C 组分的类型有关。本研究中,分解速率与可提取物没有相关性,与酸溶性组分正相关,与酸不溶性组分负相关。这与森林湿地的水文特征和凋落叶分解的阶段性有关。森林湿地由于季节性积水,凋落叶中可提取物在分解初期迅速溶解,对两年内的分解速率影响不显著;酸溶性组分的主要组成物质是高分子碳水化合物、纤维素和半纤维素[31],不溶于水,在分解过程中逐渐释放,对凋落物分解速率有显著促进作用;酸不溶性组分主要由木质素组成[31],在分解后期对凋落物的抑制作用逐渐明显,从而与分解速率负相关。

3.2　凋落叶 C、N 残留量变化规律及成因

此前的研究表明:C 残留量在分解过程中的变化规律无物种特异性[41],N 残留量的变化规律与初始化学性质有关[42]。本研究中,10 种凋落叶的 C 残留量在分解期内一致降低,这是因为在分解期内,以容易被微生物分解的非结构性物质如糖类、淀粉为主要降解物质,伴随着凋落叶干重的减少,C 元素逐渐释放[41]。10 种凋落叶的 N 元素呈现“先固持,后释放”、“持续固持”和“持续释放”3 种模式。凋落物初始的化学性质,尤其是初始 N 含量影响了 N 元素的固持和释放[42]。在凋落叶分解过程中,N 元素会遵循一般的“先释放,后固持”的变化规律[43-44],但是,对于初始 N 含量高的凋落叶,会在分解初期开始 N 释放,而初始 N 含量不足的凋落叶会固持 N 元素[44]。本研究中,除美国梧桐外,美国水松、红花槭、美洲朴、泡泡树和洋白蜡在两年的分解期内,N 元素呈现一致释放规律,且这些植物的初始 N 含量大于 1%;水紫树、长叶松和北美枫香在分解开始时先固定 N,其对应的初始 N 含量小于 1%,这一实验规律进一步证明:初始 N 含量对分解过程中 N 元素变化规律有影响。并因此初步推断,对于本实验的森林湿地,影响 N 元素变化动态的初始 N 含量阈值为 1%。

3.3　植物群落演替对元素周转的可能影响

本文研究种间凋落物分解速率差异的其中一个目的是为了探讨植物群落演替是否加速或减慢了元素的

周转速率。本样地在过去十多年内红花槭和北美枫香的密度与基础面积均有明显下降,美国水松的密度与基础面积有明显上升,而其它树种未出现较大变化[30]。本研究中发现美国水松与北美枫香的凋落叶分解速率相当,均快于红花槭,暗示着本研究区的植物群落演替可能减少红花槭凋落叶的产生并稍微减缓凋落物 C 周转的速率。虽然红花槭比美国水松的凋落叶更快地释放更多的 N,但是北美枫香比美国水松的凋落叶可固持更多的 N,起到一定抵消作用。因此本研究区的植物群落演替不一定会改变整体的凋落物 N 营养释放速率。

4 结论

本研究发现:研究样地中两年内不同物种的凋落叶分解速率差异可达 4 倍之差,其差异与凋落叶的初始化学性质有关。较高的凋落叶初始酸溶性组分利于凋落叶快速分解,而较高的酸不溶组分、初始 C 含量和 AIF/N 比则可能引起凋落叶分解缓慢。元素残留变化规律中,C 的残留百分比均随时间逐渐降低,其变化速率取决于不同物种的初始化学性质;N 的残留百分比变化规律因初始凋落叶 N 含量的高低不同,而呈现“先增加,后降低”、“持续增加”、“持续降低”3 种模式。凋落叶中 C 元素的分解速率种间差异可能对样地内植物群落演替过程中的 C 元素周转有一定影响。因此,森林湿地中凋落叶初始 C 组分差异是其分解速率的种间极大差异的主要原因,评估森林湿地的 C、N 循环应充分考虑种间差异。

致谢:感谢多伦多大学物理和环境科学系王俊坚博士的实验设计、指导及写作建议,感谢美国克莱姆森大学布鲁克滨海生态与森林科学研究所周达诚教授、William H. Conner 教授在实验过程中提供的支持和帮助。

参考文献(References):

[1] Mitsch W J, Gosselink J G. Wetlands. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2007.
[2] Hopkinson C S. A comparison of ecosystem dynamics in freshwater wetlands. Estuaries, 1992, 15(4): 549-562.
[3] Guo X L, Lu X G, Tong S Z, Dai G H. Influence of environment and substrate quality on the decomposition of wetland plant root in the Sanjiang Plain, Northeast China. Journal of Environmental Sciences, 2008, 20(12): 1445-1452.
[4] 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升. 森林凋落物分解研究进展. 林业科学, 2006, 42(4): 93-100.
[5] Pyzoha J E, Callahan T J, Sun G, Trettin C C, Miwa M. A conceptual hydrologic model for a forested Carolina bay depressional wetland on the Coastal Plain of South Carolina, USA. Hydrological Processes, 2008, 22(14): 2689-2698.
[6] 王健健, 王永吉, 来利明, 赵学春, 王飞, 申国珍, 赖江山, 鲁洪斌, 赵春强, 郑元润. 我国中东部不同气候带成熟林凋落物生产和分解及其与环境因子的关系. 生态学报, 2013, 33(15): 4818-4825.
[7] Berg B, Laskowski R. Litter Decomposition: A Guide to Carbon and Nutrient Turnover. Amsterdam, Boston: Academic Press, 2006.
[8] De Marco A, Spaccini R, Vittozzi P, Esposito F, Berg B, De Santo A V. Decomposition of black locust and black pine leaf litter in two coeval forest stands on Mount Vesuvius and dynamics of organic components assessed through proximate analysis and NMR spectroscopy. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 51: 1-15.
[9] Berg B, McClaugherty C. Plant Litter. 2nd ed. Berlin: Springer Verlag, 2008.
[10] Thevenot M, Dignac M F, Rumpel C. Fate of lignins in soils: a review. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(8): 1200-1211.
[11] Barbhuiya A R, Arunachalam A, Nath P C, Khan M L, Arunachalam K. Leaf litter decomposition of dominant tree species of Namdapha National Park, Arunachal Pradesh, northeast India. Journal of Forest Research, 2008, 13(1): 25-34.
[12] Li L J, Zeng D H, Yu Z Y, Fan Z P, Yang D, Liu Y X. Impact of litter quality and soil nutrient availability on leaf decomposition rate in a semi-arid grassland of Northeast China. Journal of Arid Environments, 2011, 75(9): 787-792.
[13] de Neiff A P, Neiff J J, Casco S L. Leaf litter decomposition in three wetland types of the Paraná River floodplain. Wetlands, 2006, 26(2): 558-566.
[14] Arunachalam A, Upadhyaya K, Arunachalam K, Pandey H N. Litter decomposition and nutrient mineralization dynamics in two bamboo species growing in a 9-year-old "JHUM" fallow. Journal of Tropical Forest Science, 2005, 17(1): 33-44.
[15] Shaw M R, Harte J. Control of litter decomposition in a subalpine meadow-sagebrush steppe ecotone under climate change. Ecological Applications, 2001, 11(4): 1206-1223.
[16] Bray S R, Kitajima K, Mack M C. Temporal dynamics of microbial communities on decomposing leaf litter of 10 plant species in relation to decomposition rate. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 49: 30-37.
[17] Li X F, Han S J, Zhang Y. Foliar decomposition in a broadleaf-mixed Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc) plantation forest: the impact of initial litter quality and the decomposition of three kinds of organic matter fraction on mass loss and nutrient release rates. Plant and Soil, 2007, 295

(1/2): 151-167.
[18] Hirobe M, Sabang J, Bhatta B K, Takeda H. Leaf-litter decomposition of 15 tree species in a lowland tropical rain forest in Sarawak: decomposition rates and initial litter chemistry. Journal of Forest Research, 2004, 9(4): 341-346.
[19] Sun Z G, Liu J S. Nitrogen cycling of atmosphere-plant-soil system in the typical *Calamagrostis angustifolia* wetland in the Sanjiang Plain, Northeast China. Journal of Environmental Sciences, 2007, 19(8): 986-995.
[20] Battle M J, Golladay S W. Hydroperiod influence on breakdown of leaf litter in cypress-gum wetlands. The American Midland Naturalist, 2001, 146(1): 128-145.
[21] Capps K A, Graça M A S, Encalada A C, Flecker A S. Leaf-litter decomposition across three flooding regimes in a seasonally flooded Amazonian watershed. Journal of Tropical Ecology, 2011, 27(2): 205-210.
[22] Brockington L G. Plantation between the Waters: A Brief History of Hobcaw Barony. Charleston, SC: The History Press, 2006.
[23] Shepherd P, Crockett T, De Santo T L, Bildstein K L. The impact of Hurricane Hugo on the breeding ecology of wading birds at Pumpkinseed Island, Hobcaw Barony, South Carolina. Colonial Waterbirds, 1991, 14(2): 150-157.
[24] Chow A T, Chong J H, Cook M, White D. Vanishing fireflies: a citizen science project promoting scientific inquiry and environmental stewardship. Science Education & Civic Engagement, 2014, 6(1): 23-31.
[25] Allen D M, Luthy S A, Garwood J A, Young R F, Dame R F. Nutrient subsidies from nekton in salt marsh intertidal creeks. Limnology and Oceanography, 2013, 58(3): 1048-1060.
[26] Krauss K W, Duberstein J A, Doyle T W, Conner W H, Day R H, Inabinette L W, Whitbeck J L. Site condition, structure, and growth of baldcypress along tidal/non-tidal salinity gradients. Wetlands, 2009, 29(2): 505-519.
[27] Wang J J, Jiao Y, Rhew R, Chow A T. Haloform formation in coastal wetlands along a salinity gradient at South Carolina, United States. Environmental Chemistry, 2016, in press, doi: 10.1071/EN15145.
[28] Wilson A M, Morris J T. The influence of tidal forcing on groundwater flow and nutrient exchange in a salt marsh-dominated estuary. Biogeochemistry, 2012, 108(1/3): 27-38.
[29] Chow A T, Dai J N, Conner W H, Hitchcock D R, Wang J J. Dissolved organic matter and nutrient dynamics of a coastal freshwater forested wetland in Winyah Bay, South Carolina. Biogeochemistry, 2013, 112(1/3): 571-587.
[30] Conner W H, Song B, Williams T M, Vernon J T. Long-term tree productivity of a South Carolina coastal plain forest across a hydrology gradient. Journal of Plant Ecology, 2011, 4(1/2): 67-76.
[31] Ryan M G, Melillo J M, Ricca A. A comparison of methods for determining proximate carbon fractions of forest litter. Canadian Journal of Forest Research, 1990, 20(2): 166-171.
[32] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 1963, 44(2): 322-331.
[33] Cornwell W K, Cornelissen J H C, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner V T, Godoy O, Hobbie S E, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested H M, Santiago L S, Wardle D A, Wright I J, Aerts R, Allison S D, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan T V, Díaz S, Garnier E, Gurvich D E, Kazakou E, Klein J A, Read J, Reich P B, Soudzilovskaia N A, Vaieretti M V, Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. Ecology Letters, 2008, 11(10): 1065-1071.
[34] Augusto L, De Schrijver A, Vesterdal L, Smolander A, Prescott C, Ranger J. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. Biological Reviews, 2015, 90(2): 444-466.
[35] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Cornelissen J H C, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. Plant and Soil, 2000, 218(1/2): 21-30.
[36] 曾锋, 邱治军, 许秀玉. 森林凋落物分解研究进展. 生态环境学报, 2010, 19(1): 239-243.
[37] Bijayalaxmi Devi N, Yadava P S. Influence of climate and litter quality on litter decomposition and nutrient release in sub-tropical forest of Northeast India. Journal of Forestry Research, 2010, 21(2): 143-150.
[38] 唐仕姗, 杨万勤, 殷瑞, 熊莉, 王海鹏, 王滨, 张艳, 彭艳君, 陈青松, 徐振峰. 中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子. 植物生态学报, 2014, 38(6): 529-539.
[39] Zhang D Q, Hui D F, Luo Y Q, Zhou G Y. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. Journal of Plant Ecology, 2008, 1(2): 85-93.
[40] Polyakova O, Billor N. Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. Forest Ecology and Management, 2007, 253(1/3): 11-18.
[41] Mfilinge P L, Atta N, Tsuchiya M. Nutrient dynamics and leaf litter decomposition in a subtropical mangrove forest at Oura Bay, Okinawa, Japan. Trees, 2002, 16(2/3): 172-180.
[42] van Huysen L T, Harmon M E, Perakis S S, Chen H. Decomposition and nitrogen dynamics of ^{15}N-labeled leaf, root, and twig litter in temperate coniferous forests. Oecologia, 2013, 173(4): 1563-1573.
[43] Hobbie S E, Vitousek P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. Ecology, 2000, 81(7): 1867-1877.
[44] Parton W, Sliver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. Science, 2007, 315(5810): 361-364.